

## Cytogenetik und Getreidezüchtung

Wolfgang Friedt

### 7.1 Einleitung

Gegenstand cyto-genetischer Forschung sind die *Chromosomen*, die Träger der genetischen Information. Chromosomen sind in der Lage zur identischen Reduplikation und damit zur Übertragung der Erbinformation von Generation zu Generation. Da sie sich fortwährend weiterentwickeln, nehmen die Chromosomen in der Evolution der Lebewesen eine zentrale Stellung ein.

Seit ihrer Entdeckung vor 130 Jahren und der Formulierung der Chromosomentheorie der Vererbung vor knapp 80 Jahren hat unser Wissen über die Chromosomen ständig zugenommen. Mit der Entdeckung des wesentlichsten Bestandteils der Chromosomen, der *DNA*, als Trägermolekül der genetischen Information durch Avery und Mitarbeiter in den vierziger Jahren und durch die Aufklärung der Doppelhelix-Struktur der DNA durch Watson und Crick nahm die Einführung *molekularbiologischer Methoden* in die Chromosomenforschung ihren Anfang. Mit ihrer Hilfe wurden in wenigen Jahrzehnten unsere Vorstellungen über Wesen und Funktion des Eukaryontenchromosoms wesentlich erweitert und eine Fülle neuer grundlegender Erkenntnisse angesammelt.

Gleichzeitig sind auch die *Färbe- und Mikroskopiermethoden* der Cytogenetik fortwährend weiterentwickelt und verfeinert worden. Sie stellen nach wie vor eine unentbehrliche Handhabe für den angewandt arbeitenden Pflanzengenetiker dar. Der folgende Beitrag versucht, die Bedeutung dieser Methoden für die moderne Pflanzengenetik und Pflanzenzüchtung insbesondere an Getreide darzustellen.

### 7.2 Mutationen

Seit ihrer erstmaligen experimentellen Erzeugung durch Muller im Jahre 1927 haben die Mutationen für die Erbforschung grundlegende Bedeutung erlangt, denn erst durch mutative Veränderung der Genfunktion wird ein Gen erkennbar und lokalisierbar. Über die Veränderung einzelner Gene, die *Genmutationen*, hinaus sind insbesondere jene Formen der Mutation Gegenstand cyto-genetischer Forschung, die sich in lichtmikroskopisch erkennbaren Größenordnungen abspielen, also *Chromosomen- und Genommutationen*. Erstere bezeichnen Änderungen der Struktur einzelner Chromosomen, letztere bedeuten Abwandlungen der Chromosomenzahl.

Chromosomenmutationen entstehen infolge fehlerhafter Reparatur von Chromosomenbrüchen, die man künstlich auslösen kann (z.B. mit Hilfe ionisierender Strahlen), die aber auch spontan auftreten können. Chromosomenmutationen können im einzelnen Verlust, Verdopplung, Umkehr oder Austausch von Chromosomensegmenten bedeuten. Man spricht dann von Deletion, Duplikation, Inversion oder Translokation. Über diesen Typ von Mutationen gibt es umfassende Abhandlungen (siehe [2]); zum Beispiel hat Zeller [27] die Verwendung von Chromosomenmutationen in der Maiszüchtung auf sehr anschauliche Weise dargestellt. Daher soll in diesem Beitrag nicht weiter auf Mutationen der Chromosomenstruktur eingegangen

werden. Vielmehr wird die Bedeutung von Abwandlungen der Chromosomenzahl für Genetik und Züchtung am Beispiel der Getreidearten behandelt.

### 7.3 Bedeutung von Genommutationen in Evolution und Züchtung

Mutationen der Chromosomenzahl können sowohl den gesamten Chromosomensatz, das ganze Genom also, oder aber nur einzelne Chromosomen betreffen. Im ersten Fall spricht man von Euploidie, im zweiten von Aneuploidie und faßt beide unter dem Begriff *Polyloidie* zusammen.

Die überwiegende Zahl der Pflanzenarten ebenso wie der Mensch und die höheren Tiere sind *diploid*, d.h. sie enthalten in ihren somatischen Zellen jedes verschiedene Chromosom als Paar. Unter unseren Getreidearten sind der Roggen (*Secale cereale* L.) und die Gerste (*Hordeum vulgare* L.) diploid. Beide besitzen sieben Chromosomenpaare, also 14 Chromosomen in ihren somatischen Zellen. Dieser Zustand wird kurz mit der Ploidieformel  $2n = 2x = 14$  gekennzeichnet, wobei  $2n$  auf den somatischen Zustand hinweist und  $2x$  die Anzahl der Genome angibt.

Unsere beiden anderen heimischen Getreidearten Weizen (*Triticum aestivum* L.) und Hafer (*Avena sativa* L.) sind *hexaploid* ( $2n = 6x = 42$ ), weisen also 42 Chromosomen in ihren Körperzellen auf. Allerdings ist auch hier nicht jedes Chromosom wirklich sechsmal vorhanden. Vielmehr lassen sich in jeder Sechsergruppe drei Chromosomenpaare voneinander unterscheiden, die nicht völlig identisch (homolog), sondern einander nur ähnlich (homoeolog) sind [21]. Immerhin sind sie einander ähnlich genug, daß die je drei Paare grundsätzlich in den Reifeteilungen miteinander paaren könnten. Das wird indes bei Weizen und Hafer durch die Wirkungsweise einer genetischen Kontrolle der Chromosomenpaarung verhindert, die beim Weizen von dem „Paarungsgen“ *ph'* auf Chromosom 5B ausgeht [17]. Die meiotische Chromosomenpaarung bleibt damit auf echte homologe Partner beschränkt. Wenn man dagegen das Paarungsgen entfernt oder in seiner Funktion künstlich modifiziert, so kann man in der folgenden Reifeteilung Paarungen von mehr als zwei Chromosomen, sogenannte Multivalente, beobachten [21].

Man weiß heute auch, daß unser Kulturweizen höchstwahrscheinlich aus der stufenweisen Kreuzung von drei diploiden Grasarten entstanden ist ([12], Abb. 7-1). Man bezeichnet solche Arten, die durch Kreuzung *und* Genomverdopplung entstanden sind auch als *allopolyploid*, um damit zu kennzeichnen, daß es sich hierbei um die Addition verschiedener, ähnlicher Chromosomensätze handelt. Im Gegensatz dazu spricht man von *Autopolyploidie*, wenn das Genom einer ursprünglich diploiden Art lediglich verdoppelt oder vervielfacht wird. Dieser Schritt ist heute experimentell relativ einfach mit Hilfe von *Colchicin*, einem Alkaloid der Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*), durchführbar. Colchicin wirkt als Spindelgift in den Kernteilungen und verhindert so die räumliche Trennung der Chromosomenspalthälften, so daß Zellen mit der doppelten Chromosomenzahl entstehen können (Abb. 7-2). Auf diese Weise sind vielfach *autotetraploide* Formen auch von Gerste und Roggen hergestellt worden. Sie sind morphologisch deutlich von den diploiden Pflanzen unterschieden, denn alle Organe sind vergrößert bzw. verdickt. Es hat zahlreiche Versuche gegeben, das größere Korngewicht der Tetraploiden für die praktische Landwirtschaft nutzbar zu machen, d.h. die Kornerträge zu erhöhen. Diesem Ziel steht aber bis heute der insgesamt zu geringe Kornansatz der tetraploiden Getreide entgegen, bedingt durch mangelhafte Vitalität und Fertilität (Abb. 7-3). Wäh-

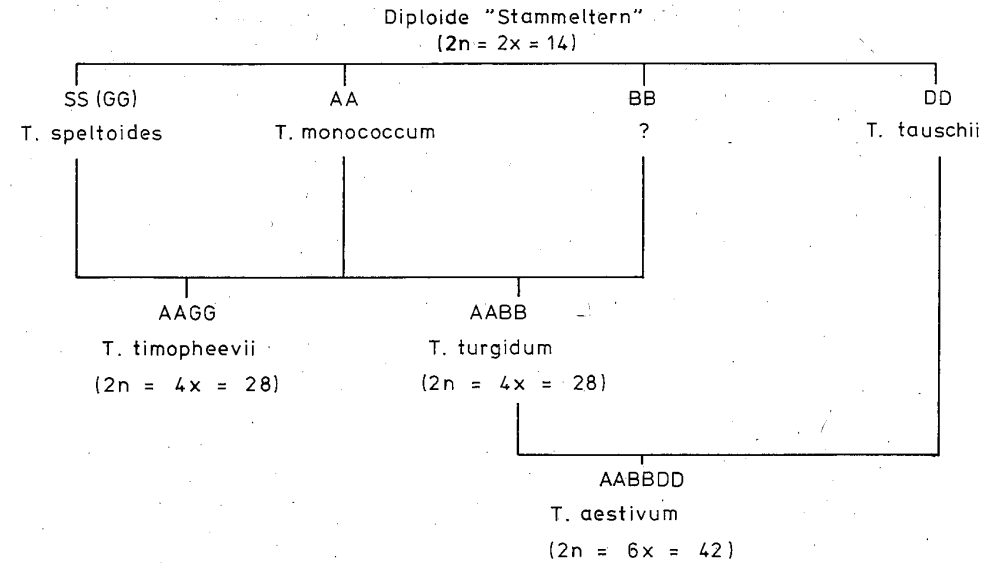


Abb. 7-1. Abstammungsschema und vermutliche Genomzusammensetzung polyploider Weizen. — Die Buchstaben S (G), A, B und D symbolisieren die Genome der diploiden Stammformen, zwei Buchstaben bedeuten demnach zwei Genome, nach Kimber 1973, aus [28], verändert.

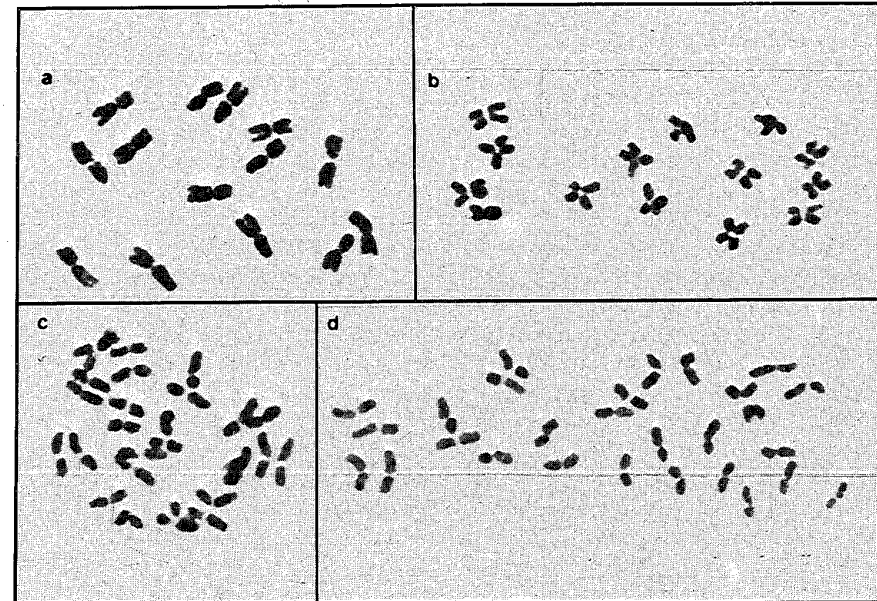


Abb. 7-2. Colchicin-Wirkung (C-Metaphase) in Wurzelspitzenmitosen der Gerste. — a) normale Metaphase, b) extrem verkürzte Chromosomen, c) auseinanderfallende Chromatiden (Skipaare), d) Chromatiden getrennt, keine Anaphasebewegung, aus [16].

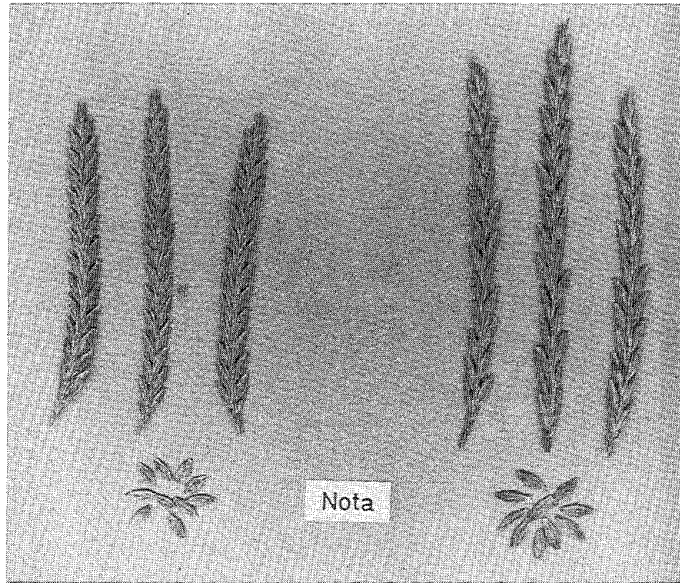


Abb. 7-3. Ähren und Körner der Gerstensorte ‚Nota‘. — Links diploid und voll fertil, rechts autotetraploid und nur zu zwei Drittel fertil, aber mit vergrößerten Körnern.

rend die Vitalitätsschwäche ein wohl ausschließlich physiologisches Problem darstellt, hat die partielle Sterilität ihre wesentliche, wenn auch nicht ausschließliche Ursache in Störungen der Reifeteilungen. Aufgrund des vierfach vorliegenden Chromosomensatzes kommt es häufig zur Paarung der jeweils vier homologen Chromosomen in sogenannten *Quadrivalenten* (Abb. 7-4a). Diese werden in der ersten meiotischen Teilung vielfach ungleichmäßig aufgelöst, so daß letztlich auch Gameten mit von 14 abweichenden Chromosomenzahlen entstehen (Abb. 7-4b, c). Gelangen sie zur Befruchtung, so entwickeln sich daraus aneuploide Embryonen. Diese sterben entweder frühzeitig ab und die Blüten bleiben steril (Abb. 7-3), oder sie werden zu keimfähigen Samen ausgebildet, aus denen sich dann schwachwüchsige, überwiegend sterile Pflanzen entwickeln.

Ein vom Verfasser selbst mitbearbeitetes Vorhaben bei *Tetragerste* hat in über 20jähriger Laufzeit keine grundsätzliche Abwandlung des meiotischen Verhaltens gebracht. Es war versucht worden, mit Hilfe von mutagener Behandlung und nachfolgender mehrfacher Kreuzung zahlreicher tetraploider Gerstenformen einen strukturellen Umbau der je vier homologen Chromosomen und damit eine sogenannte „Diploidisierung“ oder besser Allotetraploidisierung autotetraploider Gerste zu erreichen. Immerhin war aber die Auslese fertiler Pflanzen teilweise erfolgreich, insofern als eine Reihe von Linien nunmehr höheren Kornansatz und damit auch höheren Korntrag aufweisen als die verwendeten Ausgangsformen [4,6].

Als Selbstbefruchter unterscheidet sich die Gerste grundsätzlich vom fremdbefruchtenden Roggen. Bei *Fremdbefruchtern* allgemein und insbesondere auch beim Roggen wird heute intensiv daran gearbeitet, die bisherigen Sortenpopulationen, die ein Gemisch vieler verschiedener Genotypen darstellen, zu ersetzen durch *Hybridsorten*, die gezielt aus der Kreuzung bestimmter reinerbiger Linien (Inzüchtlinien) hergestellt werden [8]. Diese Hybriden sind völlig

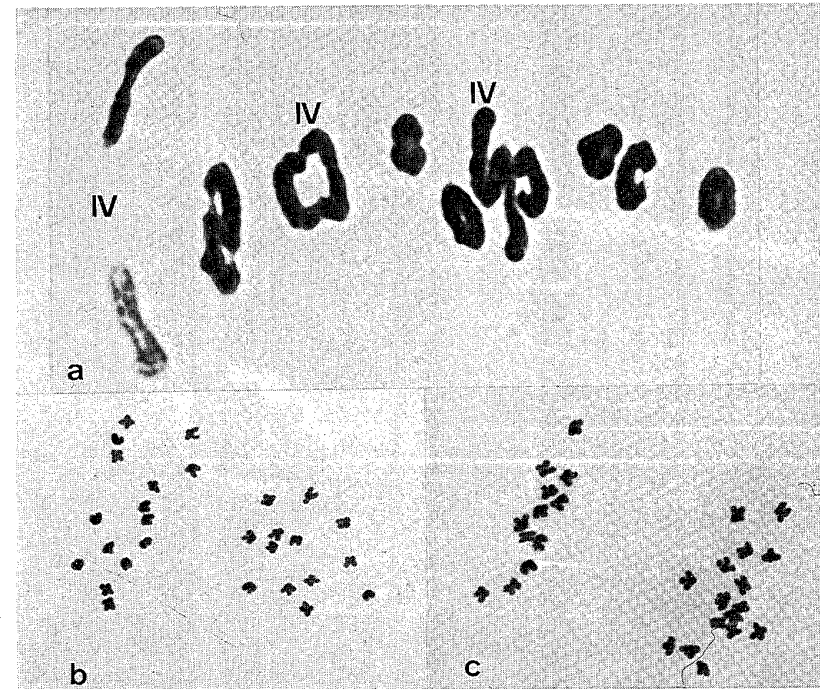


Abb. 7-4. Meiose autotetraploider Gerste. — a) Pollenmutterzelle (PMZ) in Metaphase I mit 3 Quadrivalenten (IV) und 8 Bivalenten, b), c) zwei PMZ in Anaphase I mit ungleichmäßiger Verteilung der Chromosomen (15 : 13, 12 : 16).

heterozygot und zeichnen sich durch den sogenannten *Heterosiseffekt* aus, d.h. sie übertreffen in ihrer Leistung die Eltern. Dieser Effekt hat seine Ursache in genischen Wechselwirkungen, die offenbar im heterozygoten Zustand optimal wirksam werden. Da tetraploide Formen im Gegensatz zu diploiden vier statt zwei Zustandsformen (Allele) jedes Gens enthalten (z.B.  $a_1a_2a_3a_4$  statt  $a_1a_2$ ) kann bei ihnen theoretisch ein größeres Maß an Heterozygotie und damit an Heterosis realisiert werden. Daher wären bei Fremdbefruchtern besondere Vorteile durch Tetraploidie zu erwarten. Bisher steht allerdings beim Roggen ebenso wie etwa beim Mais der zu geringe Korntrag des Ausgangsmaterials einer wirtschaftlichen Nutzung der Tetraploiden entgegen [5].

#### 7.4 Art- und Gattungskreuzungen

Größere Bedeutung als die autopolypliden erlangen gerade in jüngerer Zeit die experimentell gewonnenen neuen allopolyploiden Formen aus Art- oder Gattungskreuzungen. Zwar wurden beispielsweise Kreuzungen zwischen Weizen (Gattung *Triticum*) und Roggen (Gattung *Secale*) bereits im vorigen Jahrhundert mit Erfolg durchgeführt, das Kreuzungsprodukt *Triticale* aber erlangt erst heute nennenswerte Aufmerksamkeit von seiten des praktischen Getreidebaues.

Ursprünglich standen die oktoploiden Triticale ( $2n=8x=56$ ) mehr im Vordergrund. Sie entstehen aus der Kreuzung unseres Saatweizens ( $2n=6x=42$ ) mit dem Roggen ( $2n=2x=14$ ) (Abb. 7-5) und sind leider bis heute gekennzeichnet durch erhebliche Unregelmäßigkeit in den Reifeteilungen und demzufolge gestörte Fertilität. Als in dieser Hinsicht wesentlich stabiler haben sich die *hexaploiden* Triticale ( $2n=6x=42$ ) aus der Bastardierung von tetraploidem Durumweizen ( $2n=4x=28$ ) und Roggen erwiesen. Diese Formen sind heute in vielen Zuchtgärten vertreten und haben sogar in einigen Ländern (z.B. China) Eingang in den Getreidebau gefunden.

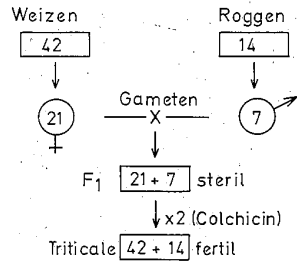


Abb. 7-5. Schema zur Herstellung von Triticale. — Angegeben ist jeweils die somatische Chromosomenzahl (Kästchen) und die Chromosomenzahl der gebildeten Keimzellen (Kreissymbole).

Über Weizen-Roggen hinaus sind gerade in jüngster Zeit eine Reihe weiterer Art- und Gattungskreuzungen zwischen Getreidearten oder mit verwandten Grasarten gelungen und z.T. relativ stabile Bastarde entstanden. Eine wichtige Voraussetzung dieser Erfolge war die Entwicklung brauchbarer Methoden der *Embryo-Kultur*. Dabei werden junge Embryonen etwa zwei Wochen nach der Befruchtung freigelegt und auf geeigneten Nährböden zu Pflanzen aufgezogen (siehe Abb. 7-12). Unter anderen sind folgende Gattungskreuzungen mit Erfolg durchgeführt worden: *Agropyron x Triticum*, *Aegilops x Triticum*, *Elymus x Triticum*, *Haynaldia x Triticum*, *Hordeum x Triticum*, *Triticum x Secale*, *Tripsacum x Zea*. Die Kreuzungsprodukte sind allerdings vielfach nicht voll fertil, da erhebliche Störungen im Ablauf der Reifeteilungen auftreten (siehe Abb. 7-9). Darüberhinaus weisen solche Kreuzungen zum Teil unerwünschte „Wildmerkmale“ auf, die sie für die praktische Nutzung weniger brauchbar erscheinen lassen. Aus diesen Gründen kreuzt man die primären Kreuzungsprodukte mit der Empfängerart, der Kulturform also, zurück und selektiert jeweils auf die erwünschten Merkmale der Spenderart (z.B. Wildform), beispielsweise auf Resistenz gegen Krankheiten. Auf diese Weise entstehen sekundäre Produkte, die nur noch einzelne Chromosomen oder Chromosomensegmente der Spenderpflanze enthalten.

Während diese Übertragung zunächst eher zufällig erfolgte, ist es heute möglich, bestimmte *Fremdchromosomen gezielt* z.B. in den Weizen zu *überführen*. Für dieses Verfahren benötigt man Weizen-Additionslinien, die ein erwünschtes Fremdchromosom zusätzlich zum Weizen-genom enthalten (siehe Abb. 7-6). Beispielsweise kann man Weizen-Roggen-Additionen aus Rückkreuzung von Triticale mit Weizen gewinnen (Abb. 7-7). Je nach addiertem Fremdchromosom zeigen die Linien unterschiedliche cytologische Stabilität und Fertilität. Gelegentlich geht das Fremdchromosom auch wieder verloren. Mit Hilfe des geschilderten Verfahrens ist es kürzlich gelungen, auch Additionen von Chromosomen der Gerste im Weizen zu isolieren ([10], siehe Abb. 7-8 und 7-9).

Zur Einlagerung von Fremdchromosomen in das Weizen-genom kreuzt man Additionslinien mit Weizenlinien, denen ein entsprechendes Chromosom fehlt, sogenannte monosome Linien



Abb. 7-6. Weizen-Roggen-Additionen. — Ähren der Weizensorte ‚Holdfast‘, der Additionen 2R, 4R, 5R, 6R und der Roggensorte ‚King II‘ (von links, R kennzeichnet die zusätzlichen Roggenchromosomen).

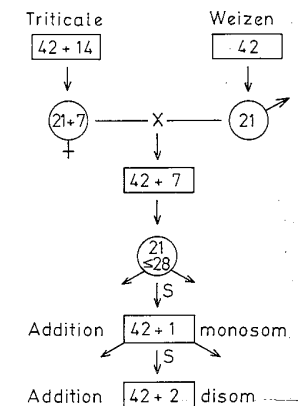


Abb. 7-7. Schema zur Herstellung von Weizen-Roggen-Additionen. — In der Rückkreuzung Triticale x Weizen können Keimzellen mit 21 bis 28 Chromosomen entstehen ( $21 \leq 28$ ).

S = Selbstbefruchtung

[19]. In den Nachkommenschaften kann man nach mehrmaliger Selbstung Substitutionslinien auslesen, in denen nunmehr ein Weizenchromosomenpaar durch ein Paar des Roggens ersetzt ist. Mittlerweile sind aus *Weizen-Roggen-Kreuzungen* eine ganze Reihe von *Substitutionslinien* isoliert worden. Häufig ist dabei das Weizenchromosom 1B durch das Roggenchromo-

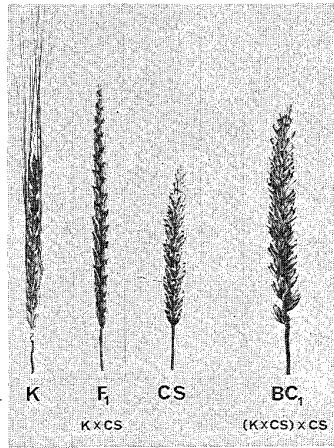


Abb. 7-8. Weizen-Gerste-Kreuzung. — Ähren der Gerstensorte ‚Ketch‘ (K), der  $F_1$  (K x CS), der Weizensorte ‚Chinese Spring‘ (CS) und der ersten Rückkreuzung ( $BC_1$ ), aus [9].

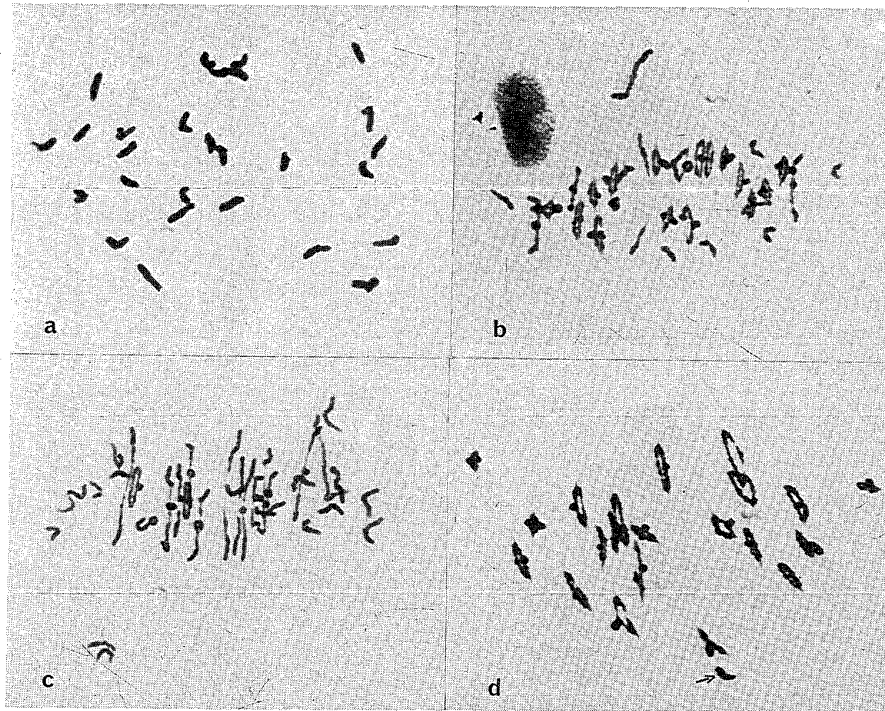


Abb. 7-9. Metaphase I der Meiose in einer Weizen-Gerste-Kreuzung, s. Abb. 7-8. — a) PMZ der  $F_1$  mit 28 Univalenten (I), b), c) zwei PMZ der ersten Rückkreuzung mit 21 Bivalenten (II) + 7 I, bzw. 15 II + 1 I, d) monosome Addition mit 21 II (Weizen) + 1 I (Gerste), aus [9].

som 1R ersetzt. Diese Linien waren für die Züchter von besonderem Interesse, da das Chromosom 1R unter anderem Resistenz gegen die pilzparasitären Krankheiten Mehltau, Schwarzrost, Braunrost und Gelbrost vererbt hat [28]. Leider sind diese Resistenzen heute nicht mehr voll wirksam, da die Krankheitserreger sich teilweise der veränderten Reaktion der Wirtspflanzen angepaßt haben und diese nunmehr wieder befallen können.

Auch die Substitution nur eines Chromosomenpaares bedeutet vielfach eine erhebliche Störung des genetischen Gleichgewichtes der Empfängerart, hier des Weizens. Daher wird angestrebt, nur ganz bestimmte Gene oder Chromosomensegmente, die beispielsweise Resistenz gegen eine Krankheit vererben, zu transferieren. Dafür bieten sich zwei Verfahrensweisen an. Auf der einen Seite ist es experimentell möglich, die genetische *Kontrolle der Chromosomenpaarung* im Weizen außer Kraft zu setzen. Das hat zur Folge, daß Weizen- und Fremdchromosomen in der Reifeteilung miteinander paaren und Rekombination stattfinden kann, was normalerweise nicht der Fall ist [14]. Auf der andere Seite kann eine solche Übertragung auch mit Hilfe *strahleninduzierter Stückaustausche* zwischen Fremd- und Weizenchromosom (Translokation) erfolgreich durchgeführt werden [15, 20]. Beide aufgezeigten Wege sind allerdings mit einem erheblichen cytologischen sowie zeitlichen Aufwand verbunden. Sie können daher von privatwirtschaftlichen Pflanzenzuchtbetrieben nur selten beschritten werden und gehören somit zu den Aufgaben öffentlich finanzierter Institute.

#### 7.5 Genlokalisierung mit Aneuploiden

Wie bereits erwähnt, sind die geschilderten Manipulationen mit Chromosomen beim Weizen erst nach der Entwicklung von aneuploiden Linien mit einem fehlenden Chromosom (monosom) oder Chromosomenpaar (nullisom) durch Sears [19] möglich geworden. Der Verlust eines Chromosomenpaares oder auch nur eines Chromosoms kann nur von polyploiden Pflanzen wie dem Weizen toleriert werden, da hier die jeweils homoeologen Chromosomen den Verlust kompensieren können. Aneuploide Linien haben beim Weizen große Bedeutung für die Lokalisierung zahlreicher Gene im Genom erlangt, da der Verlust eines Chromosoms natürlich auch Veränderungen der von ihm vererbten Merkmale mit sich bringt. Auf diese Weise werden in Kreuzungen *monosomer Linien* mit normalem Weizen die genetischen Spaltungsraten der betreffenden Gene verändert. Kreuzt man beispielsweise einen normalen hexaploiden Weizen ( $2n = 6x = 42$ ), der durch ein rezessiv vererbtes Markierungsmerkmal gekennzeichnet ist, mit den 21 monosomen Linien, die das entsprechende dominante Allel tragen, so werden 20 Kombinationen in der  $F_1$  ausschließlich das dominante Merkmal aufweisen. In einer Kombination aber, der sogenannten „*kritischen Kreuzung*“ werden die monosomen Nachkommen das rezessive Merkmal aufweisen, da hier das entsprechende dominante Allel vom monosomen Elter fehlt.

Diploide Pflanzen wie *Gerste* und *Roggen* überleben den Verlust eines Chromosoms nicht, so daß die „*Monosomenanalyse*“ nicht durchführbar ist. Stattdessen wendet man hier die „*Trisomenanalyse*“ an. Trisome Pflanzen enthalten ein zusätzliches Chromosom (Abb. 7-11), und man kann sie durch Rückkreuzung triploider Linien mit dem diploiden Elter herstellen (Abb. 7-10). Wie monosome Linien, so verändern auch trisome die genetischen Spaltungsraten betroffener Gene. Kreuzt man beispielsweise die sieben möglichen Trisomen der Gerste mit einer rezessiven Mutante, so erhält man in der  $F_2$  in sechs Fällen ein typisch mono-

hybrides Spaltungsverhältnis von 3 dominant zu 1 rezessiv. Die kritische Kreuzung weicht davon ab mit einem Überschuß dominanter Nachkommen, wie es in Tab. 7-1 an einem Beispiel

Tabelle 7-1. Lokalisation einer rezessiven Chlorophyllmutation der Gerste (*y*) mit Hilfe der Trisomenanalyse (nach [25], verändert).

Kreuzung		Spaltungsergebnisse in F <sub>2</sub>		Chiquadrat
		Grün (dominant)	gelb ( <i>y</i> ) (rezessiv)	
Trisom 5 x <i>y</i>	beobachtet	84	24	0,44
	erwartet (3:1)	81	27	
Trisom 2 x <i>y</i> (kritische Kr.)	beobachtet	125	19	10,70 <sup>a</sup>
	erwartet (3:1)	108	36	

<sup>a</sup> Der Chiquadrat-Wert deutet an, daß die beobachtete Spaltung mit großer Wahrscheinlichkeit (über 95 %) von der erwarteten abweicht.

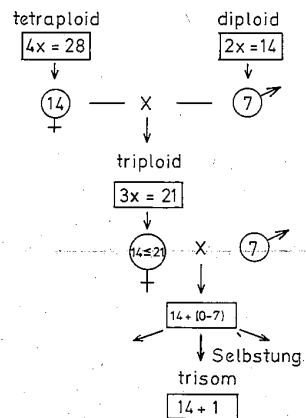
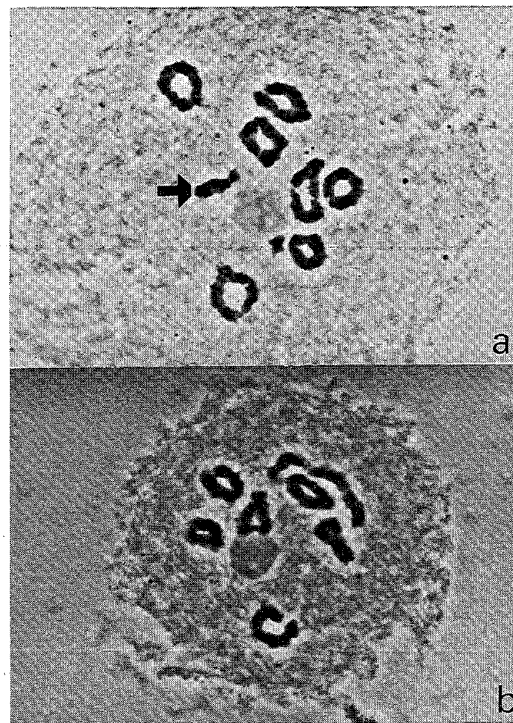


Abb. 7-10. Schema zur Herstellung trisomer Linien.

Abb. 7-11. Diakinese der Meiose in trisomer Gerste. — a) PMZ mit 7 II + 1 I (Pfeil), b) PMZ mit 6 II + 1 Trivalent (III).



aus der Genetik der Gerste dargestellt ist. In diesem Fall erlauben die Kreuzungsergebnisse die Aussage, daß das Gen *Y/y* auf Chromosom 2 der Gerste lokalisiert ist. Zahlreiche Gene sind auf diese Weise den Chromosomen zugeordnet worden [24]. Für den Pflanzenzüchter ist die Kenntnis der Lage züchterisch-wertvoller Gene sehr nützlich, denn sie läßt erkennen, ob

Merkmale miteinander kombiniert bzw. wie einfach sie in einer Sorte vereint werden können. Liegen zwei Gene auf verschiedenen Chromosomen, so sind sie grundsätzlich frei miteinander kombinierbar. Sobald sie jedoch gemeinsam auf einem Chromosom (Kopplungsgruppe) lokalisiert sind, trifft die Voraussetzung der freien Kombinierbarkeit nicht mehr zu, da die Chromosomen grundsätzlich eine Einheit der Vererbung, d.h. auch eine Einheit in den Reifeteilungen darstellen. Auch das trifft jedoch nur bedingt zu, denn die Vorgänge des genetischen „crossing over“, die zu *Gen austausch* zwischen den Chromosomen bzw. Chromatiden führen, lassen die mehr oder weniger unabhängige Vererbung auch der Gene einer Kopplungsgruppe zu. Dieser Vorgang wird auch als Rekombination bezeichnet, und er ist umso häufiger, je weiter die betreffenden Gene auf einem Chromosom voneinander entfernt sind. Auch die genauere Kenntnis der Genpositionen auf den Chromosomen ist für den praktischen Züchter nützlich, denn er kann daraus ableiten, wie umfangreich er eine Kreuzung dimensionieren muß, um bestimmte Rekombinanten sicher auffinden zu können.

### 7.6 Zellkultur und Pflanzenzüchtung

Neben Vervielfachungen der Chromosomenzahl und Eliminierung bzw. Übertragung einzelner Chromosomen ist heute auch die Reduktion der Chromosomenzahl auf den einfachen, haploiden Satz experimentell vollziehbar. Zwei Methoden haben sich als dafür geeignet erwiesen: die *Art- oder Gattungskreuzung* und die *Antherenkultur*.

Kreuzt man unsere Kulturgerste mit der Wildgerste *Hordeum bulbosum*, dann wird zwar zunächst eine vollständige Zygote gebildet. In deren Entwicklung werden aber die Chromosomen von *H. bulbosum* rasch wieder eliminiert, so daß letztlich das haploide Genom der Kulturgerste zurückbleibt. Mit Hilfe der bereits geschilderten Embryonenkultur kann man daraus mit sehr gutem Erfolg *haploide* (monoploide) *Pflanzen* heranziehen ([11], Abb. 7-12). Mit der „Bulbosum-Methode“ ist es kürzlich auch gelungen, haploide Pflanzen des Weizens zu regenerieren [22].

Auch die Antheren- oder Mikrosporenkultur ist bei unseren Getreidearten grundsätzlich anwendbar. Kultiviert man die Staubbeutel auf geeigneten Nährböden *in vitro*, so entwickeln sich daraus in etwa 10 % der Fälle Zellwucherungen, sogenannte Kalli. Unter günstigen Kulturbedingungen regenerieren diese undifferenzierten Zellaggregate später grüne Pflänzchen, die man ganz normal in Erde kultivieren kann. Da diese Pflanzen auf einzelne Pollen zurückgehen, sind sie haploid und enthalten jeweils sieben Chromosomen in ihren Zellen (Abb. 7-13). Vielfach erfolgt auch während der Zellkultur eine spontane Verdopplung des Genoms, die dann zur *Entwicklung diploider*, aber völlig *homozygoter Pflanzen* führt. Die Haploiden selbst lassen sich mit Hilfe der Colchicinbehandlung leicht wieder zu Diploiden verdoppeln (siehe [3, 7, 26]). Diese diploiden Pflanzen haben den großen Vorteil, daß sie in nur einem Schritt entstanden und völlig homozygot sind. In konventionellen Zuchtverfahren wird das erst durch die wiederholte Spaltung und Auslese über mehrere Generationen erreicht. Weitgehende Homozygotie und das heißt auch phänotypische Einheitlichkeit ist eine wesentliche Forderung an Sorten der Selbstbefruchter Weizen und Gerste. Aber auch bei den Fremdbefruchtern Roggen und Mais stellt heute die Herstellung homozygoter Linien eine unabdingbare Voraussetzung für die nachfolgende Synthese von Hybridsorten dar. Insgesamt gesehen läßt sich daher sowohl bei Selbst- als auch bei Fremdbefruchtern der Zuchtgang mit Hilfe der beschriebenen Techniken beschleunigen.

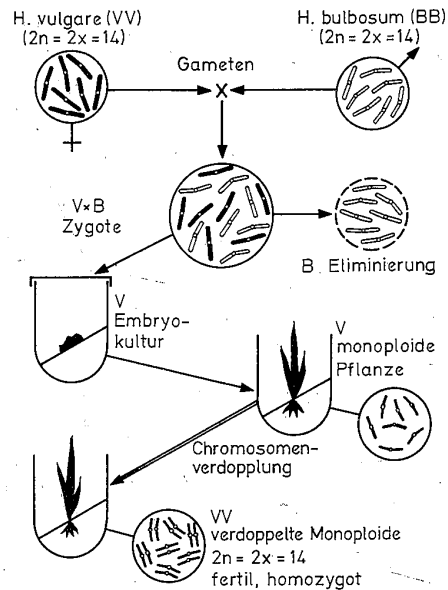


Abb. 7-12. Schema zur Herstellung haploider bzw. homozygoter diploider Gerste (*Hordeum vulgare* L.) nach der „Bulbosum-Methode“. — Die Buchstaben V und B kennzeichnen die Genome von *Hordeum vulgare* bzw. *H. bulbosum*, nach [11].

Dagegen ist es bis heute leider nicht möglich, bei den Getreidearten und bei Monokotylen allgemein aus Einzelzellen oder Protoplasten (wandlosen Zellen) wieder Pflanzen in größerer Zahl reproduzierbar zu regenerieren [23]. Gelingt dies, so würden sich weitere Möglichkeiten wie beispielsweise der Selektion *in vitro* eröffnen. Es sei in diesem Zusammenhang nur die mögliche Auslese auf Inhaltsstoffe bzw. auf Resistenz gegen Chemikalien verschiedenster Art

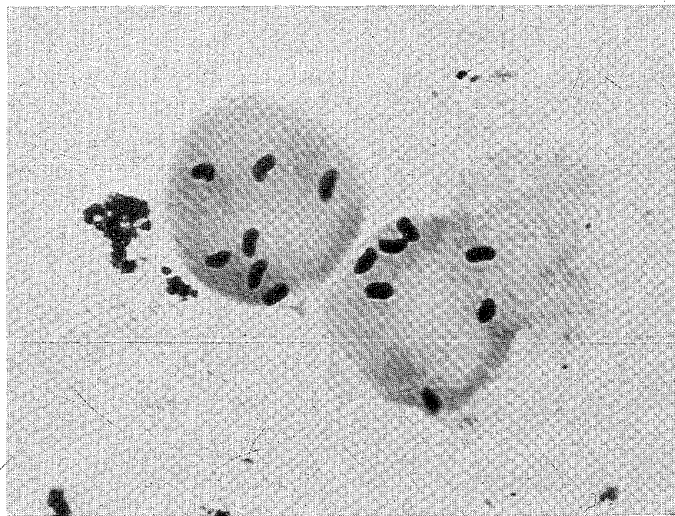


Abb. 7-13. Metaphase I der Meiose in haploider Gerste. — Zwei PMZ mit je 7 I.

bereits auf der Einzelzellebene, im mikrobiologischen Maßstab also, hingewiesen (siehe [1]). Auch die Methoden der chemischen Mutagenese ließen sich hier nahtlos einfügen und in ihrer Wirksamkeit wahrscheinlich erheblich verbessern.

## 7.7 Ausblick

Die dargestellten Methoden der klassischen Cytogenetik wurden in fast einem Jahrhundert intensiver Arbeit allmählich entwickelt, ehe sie ihren heutigen Platz in der angewandten Pflanzen-genetik und Pflanzenzüchtung gefunden haben.

Der Erbforschung an höheren Pflanzen eröffnen sich darüberhinaus schon heute und besonders in der Zukunft viele weitere, tiefergehende Möglichkeiten des Eingriffes in die erbliche Materie. Besonders erwähnt seien nur die sich abzeichnenden Wege des „genetic engineering“ mit Hilfe bakterieller Plasmide [18].

Für die zukünftige nutzbringende Anwendung dieser molekulargenetischen Techniken in der praktischen Pflanzenzüchtung kann die klassische Cytogenetik eine neue, weiterreichende Bedeutung erlangen.

## Literatur

- [1] Brettell, R.I.S., E. Thomas, D.S. Ingram: Reversion of texas male-sterile cytoplasm maize in culture to give fertile, T-toxin resistant plants. *Theor. Appl. Genet.* 58, 55—58 (1980).
- [2] Burnham, C.R.: *Discussions in cytogenetics*. Burgess Publ. Comp., Minneapolis, Minnesota, 1962.
- [3] Foroughi-Wehr, B., G. Mix, H. Gaul, H.M. Wilson: Plant production from cultured anthers of *Hordeum vulgare* L. *Z. Pflanzenzüchtg.* 77, 198—204 (1976).
- [4] Friedt, W.: Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung, I. Fertilität, Vitalität und Kornertrag. *Z. Pflanzenzüchtg.* 81, 118—139 (1978).
- [5] Friedt, W.: The use of *Secale vavilovii* in rye breeding, in: *Proc. Conf. Broadening Genet. Base Crops*, Wageningen 1978, 221—224, Wageningen, Pudoc 1979.
- [6] Friedt, W.: Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung, II. Meiosemerkmale. *Z. Pflanzenzüchtg.* 82, 311—339 (1979).
- [7] Friedt, W., B. Foroughi-Wehr: Microspore derived chromosome number and structural variants of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Barley Genet. Newsl.* 10, 16—20 (1980).
- [8] Geiger, H.H., K. Morgenstern: Stand der Hybridzüchtung bei Roggen. *Getreide Mehl Brot* 33, 225—231 (1979).
- [9] Islam, A.K.M.R., K.W. Shepherd, D.H.B. Sparrow: Addition of individual barley chromosomes to wheat, in: *Proc. 3rd Int. Barley Genet. Symp.*, Garching 1975, 260—270, K. Thiemig, München, 1976.
- [10] Islam, A.K.M.R., K.W. Shepherd, D.H.B. Sparrow: Production and characterization of wheat barley addition lines, in: *Proc. 5th Int. Wheat Genet. Symp.*, New Delhi 1977, 365—371, Ind.Soc. Genet. Plant Breeding 1978.
- [11] Jensen, C.J.: Barley monoploids and doubled monoploids: techniques and experience, in: *Proc. 3rd Int. Barley Genet. Symp.*, Garching 1975, 316—345, K. Thiemig, München, 1976.
- [12] Kimber, G.: The relationships of the S-genome diploids to polyploid wheats, in: *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.*, Columbia Mo., 81—85, Mo.Agr. Exp. Sta. 1973.
- [13] Kimber, G., P.J. Sallee: A trigenic hybrid in Triticeae. *Cereal Res. Comm.* 7, 5—9 (1979).
- [14] Kimber, G., E.R. Sears: Uses of wheat aneuploids, in: *Polyploidy: Biological Relevance*, W.H. Lewis (Ed.): 427—443, Plenum Publ. Corp., New York, 1980.

- [15] Knott, D.R.: The transfer of genes for disease resistance from alien species to wheat by induced translocations, in: Mutation breeding for disease resistance. 67—77, IAEA, Wien, 1971.
- [16] Linnert, G. (Hrsg.): Cytogenetisches Praktikum. G. Fischer Verlag, Stuttgart — New York, 1977.
- [17] Okamoto, M.: Asynaptic effect of chromosome V. Wheat Inf. Serv. 5, 6 (1957).
- [18] Schell, J., M. van Montagu, M. de Beuckeleer, M. de Block, A. Depicker, M. de Wilde, G. Engler, C. Genetello, J.P. Hernalsteens, M. Holsters, J. Seurinck, B. Silva, F. van Vliet, R. Villarroel: Interactions and DNA transfer between *Agrobacterium tumefaciens*, the Ti-plasmid and the plant host. Proc. R. Soc. Lond. B. 204, 251—266 (1979).
- [19] Sears, E.R.: The aneuploids of common wheat. Res. Bull. 572, Mo. Agr. Exp. Sta. USDA, 1954.
- [20] Sears, E.R.: The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat, in: Brookhaven Symp. Biol. 9, 1—22 (1956).
- [21] Sears, E.R.: Wheat cytogenetics. Annu. Rev. Genet. 3, 451—468 (1969).
- [22] Snape, J.W., E. Simpson, M.D. Bennett, V. Chapman: Haploid plant production in wheat by hybridization with *Hordeum bulbosum*, in: The plant genome, Proc. 4th John Innes Symp. 2nd Int. Haploid Conf., Norwich, 247 (Abstr.). The John Innes Charity, Norwich, 1980.
- [23] Thomas, E., P.J. King, I. Potrykus: Improvement of crop plants via single cells *in vitro* — an assessment. Z. Pflanzenzüchtg. 82, 1—30 (1979).
- [24] Tsuchiya, T.: Chromosome aberrations and their use in genetics and breeding in barley — trisomics and aneuploids, in: Proc. 1st Int. Barley Genet. Symp., Wageningen, 116—150, Wageningen, Pudoc 1964.
- [25] Tsuchiya, T., J.V. Alanko: Genetic studies of two mutations by means of primary trisomic analysis. Barley Genet. Newsl. 5, 84—85 (1976).
- [26] Wenzel, G.: Entwicklung und Erprobung haploider Zellkultursysteme bei Kartoffel, Raps und Roggen. Habilitationsschrift, Universität Köln 1979.
- [27] Zeller, F.J.: Cytologie und Genetik in der Maiszüchtung. Bayer. Landw. Jahrb. 47, 912—956 (1970).
- [28] Zeller, F.J., G. Fischbeck: Chromosomenadditionen, -substitutionen und -translokationen als Grundlagen für die Übertragung fremden Erbmaterials in den Saatweizen (*Triticum aestivum* L.), Fortschr. Pflanzenzücht. 4 (1974).